# 鞘翅目高级阶元分子系统学：研究现状及存在的问题

聂瑞娥，杨星科*
（中国科学院动物研究所，动物进化与系统学院重点实验室，北京 100101）

**摘要**：鞘翅目是世界上物种最丰富的类群，分为原鞘亚目（Archostemata Kolbe，1908）、藻食亚目（Myxophaga Crowson，1955）、肉食亚目（Adephaga Schellenberg，1806）和多食亚目（Polyphaga Emery，1886）。随着分子生物学的发展，分子系统学的技术被广泛应用于鞘翅目系统学研究中。本文综述了鞘翅目高级阶元的分子系统学的研究进展及存在问题。基于分子生物学手段，分子分类学家提出了关于鞘翅目高级阶元分子系统学很多假说，分子分析结果支持鞘翅目的4个亚目各为单系，而亚目间的系统关系还不统一。基于分子手段对于亚目内的系统发育关系的研究也有了一定的进展，比如：分子系统学结果支持肉食亚目的水生类群和陆生类群分别为单系，水生类群为一次起源。目前，鞘翅目高级阶元分子系统学的研究还不够成熟和完善，主要表现为：材料选择有限且不均衡、基因数目和适合度不理想，以及一些关键节点研究的欠缺。

**关键词**：鞘翅目；高级阶元；分子系统学；系统发育；分类系统；单系
**中图分类号**：Q969 **文献标识码**：A **文章编号**：0454-6296(2013)09-1055-08

## Higher level phylogeny of Coleoptera based on molecular methods: current status and problems

NIE Rui-E, YANG Xing-Ke* (Key Laboratory of Zoological Systematics and Evolution, Institute of Zoology, Chinese Academy of Sciences, Beijing 100101, China)

**Abstract**: Coleoptera is the most diverse among all organismal lineages, which is subdivided into four suborders, *i. e.*, Archostemata (Kolbe, 1908), Myxophaga (Crowson, 1955), Adephaga (Schellenberg, 1806) and Polyphaga (Emery, 1886). With the popularity of molecular biology, the research of molecular phylogeny of Coleoptera has been improved a lot. In this article, the progress and problems in the research of higher level molecular phylogeny of Coleoptera were reviewed. Based on molecular methods, many hypotheses were proposed. Most of them supported that the four suborders are all monophyletic, while their relationship is still unclear. The molecular phylogenetic relationship of superfamilies or families of each suborder also got much understanding. For example, molecular results supported that Adephaga could be divided into two groups, *i. e.*, Hydraphaga and Geadephaga, which were sister groups, indicating a single colonization of the aquatic medium. Currently, the higher level phylogenetic studies of Coleoptera based on molecular methods are not mature and perfect, and this is mainly manifested in limited material selection, uneven number and unsatisfactory fitness of genes, and lack of researches of some key nodes.

**Key words**: Coleoptera; higher category; molecular phylogenetics; phylogeny; classification system; monophyly

鞘翅目（Coleoptera）通称甲虫，属有翅亚纲、全变态类。具有如下特点：体型大小差异甚大（体长从0.3～180 mm不等）；体壁坚硬；口器咀嚼式；触角形状及分节多样，不同类群变异很大；前胸发达；多数中胸小盾片外露；前翅为角质硬化的鞘翅；后翅膜质；幼虫为寡足型，少数为无足型等。鞘翅目是世界上最具多样性的类群，约有360 000多种定名种，估计种数多于300万种（Hammond，1994；Ødegaard，2000；Bouchard *et al.*，2009）。鞘翅目物种如此丰富、多样，与其形态、生态及行为

基金项目：国家基金委特殊学科点项目课题（J1210002）；国家自然科学基金项目（30970393）
作者简介：聂瑞娥，女，1981年7月生，山东邹城人，助理研究员，研究方向为昆虫分子系统学，E-mail：niere@ioz.ac.cn
*通讯作者 Corresponding author, E-mail：yangxk@ioz.ac.cn
收稿日期 Received：2013-02-18；接受日期 Accepted：2013-07-17

多样性密切相关。

随着分子生物学技术的发展，分子系统学的技术也被广泛应用于解决鞘翅目高级阶元系统发育关系的研究，对于鞘翅目高级阶元的研究做出了很大的贡献，并且导致提出了不同于形态学研究的假说。本文就鞘翅目高级阶元分子系统发育关系的研究现状及存在的问题进行系统总结、讨论和分析。

## 1 鞘翅目高级阶元的分类现状

### 1.1 亚目的分类

根据形态特征的差异，主要根据前胸侧片、颈片、后足基节、腹部第Ⅰ可见节和后翅纵室等特征，鞘翅目分为4个亚目：原鞘亚目(Archostemata Kolbe，1908)，藻食亚目(Myxophaga Crowson，1955)，肉食亚目(Adephaga Schellenberg，1806)和多食亚目(Polyphaga Emery，1886)。在4个亚目中，多食亚目及肉食亚目是两个比较重要和突出的亚目，其种数占整个鞘翅目种数的90%以上，而原鞘亚目及藻食亚目数量较少，但其自身特征的特殊性，也是鞘翅目高阶阶元系统的重要组成部分。目前每个亚目的单系性已被多数人认可，而原鞘亚目和藻食亚目的单系性是最近才获得认可的(Beutel and Haas，2000；Pon *et al*.，2010；Bouchard *et al*.，2011；Lawrence *et al*.，2011)。

### 1.2 亚目内高级阶元的分类

鞘翅目高级阶元“系”的划分只针对多食亚目而言。在此先概述一下该亚目内“系”的划分。Crowson(1960)依据成虫的马氏管类型、第八腹板是否具有功能的气孔、后足基节窝的类型、雄性外生殖器的类型、幼虫的口器(主要是上下颚的形状、类型)、幼虫第九背板气孔是否具有关闭器等特征，将多食亚目分5系18总科：长蠹系(Bostrichiformia)[皮蠹总科(Dermestoidea)和长蠹总科(Bostrichoidea)]；扁甲系(Cucujiformia)[郭公总科 Cleroidea，筒蠹总科(Lymexyloidea)，扁甲总科(Cucujoidea)，叶甲总科(Chrysomeloidea)和象甲总科 Curculionoidea)]；叩甲系(Elateriformia)，该系是 Crowson 首次提出的，相当于 Crowson(1955)里的花甲系(Dascillformia)去掉花甲总科(Dascilloidea)，包括丸甲总科(Byrrhoidea)，泥甲总科(Dryopoidea)，吉丁总科(Buprestoidea)，羽角甲总科(Rhipiceroidea)，叩甲总科(Elateroidea)和花萤总科(Cantharoidea)。金龟系(Scarabaeiformia)[花甲总科(Dascilloidea)和金龟总科(Scarabaeoidea)]；隐翅虫系(Staphyliniformia)[阎甲总科(Histeroidea)，水龟虫总科(Hydrophiloidea)，隐翅虫总科(Staphylinoidea)]。

之后对于多食亚目5系或6系分类系统，分系数目的不同主要由于某些总科系统地位的变化引起的，比如金龟总科是归于系还是隶属于隐翅系，伪郭公虫总科单独作为一个系还是隶属于长蠹系(Crowson，1981；Lawrence and Newton，1982；1995)。Beutel 和 Leschen(2005)将多食亚目分为5系16总科，该分类体系将金龟总科(Scarabaeoidea)提升为金龟系(Scarabaeiformia)；伪郭公虫总科(Derodontoidea)归到长蠹系(Bostrichiformia)里面，皮蠹总科(Dermestoidea)降为科，长蠹系(Bostrichiformia)还包括长蠹总科(Bostrichoidea)。扁甲系(Cucujiformia)比 Crowson(1960)的该系多了一个拟步甲总科(Tenebrionoidea)，另外还包括郭公总科(Cleroidea Latreille，1802)、筒蠹总科(Lymexyloidea Fleming，1821)、扁甲总科(Cucujoidea Latreille，1802)、叶甲总科(Chrysomeloidea Latreille，1802)、象甲总科(Curculionoidea Latreille，1802)。叩甲系(Elateriformia)包括花甲总科(Dascilloidea)、沼甲总科(Scirtoidea)、吉丁总科(Buprestoidea Leach，1815)、丸甲总科(Byrrhoidea Latreille)，1804、叩甲总科(Elateroidea Leach，1815)。隐翅虫系(Staphyliniformia)将阎甲总科降为科，只包含水龟虫总科(Hydrophiloidea Latreille，1802)和隐翅虫总科(Staphylinoidea Latreille，1802)。Bouchard 等(2011)在 Beutel 和 Leschen(2005)基础上提出了鞘翅目科级类群的最新名录，将伪郭公总科(Derodintoidea)从长蠹系里分出来，提升为伪郭公虫系(Derodontiforimia)，形成了6系16总科的分类系统，其他总科的位置不变。

在鞘翅目其他3个亚目中，原鞘亚目和肉食亚目没有总科的分类阶元(Crowson，1960；Lawrence，1982，2011；Beutel and Leschen，2005)。原鞘亚目科的数目随着研究的深入不断变化，由原来的3个科增加到5个科：长扁甲科(Cupedidae Laporte，1836)，眼甲科(Ommatidae Sharp & Muir，1912)，复变甲科(Micromalthidae Barber，1913)，沟胸长扁虫科(Crowsoniellidae Iablokoff-Khnzorian，1983)，Jurodidae Ponomarenko，1985。肉食亚目分为陆生类群(Geadephaga)和水生类群(Hydradephaga)，没

有总科的分类阶元，包括 11 个科：鼓甲科(Gyrinidae Latreille，1810)，沼梭科(Haliplidae Aubé，1836)，小粒龙虱科(Noteridae Thomson，1860)，两栖甲科(Amphizoidae LeConte，1853)，水甲科(Hygrobiidae Régimbart，1878)，龙虱科(Dytiscidae Leach，1815)，Aspidytidae Ribera *et al.*，2002，Meruidae Spangler & Steiner，2005，Trachypachidae Thomson，1860，步甲科(Carabidae Latreille，1802)，条脊甲科(Rhysodidae Laporte，1840)。其中，前 8 个科为水生类群，后 3 个科为陆生类群(Beutel and Leschen，2005；Bouchard *et al.*，2011)。

藻食亚目包括 2 总科 4 科(Bouchard *et al.*，2011)：单跗甲总科(Lepiceroidea Hinton，1936(1882)仅包含单跗甲科(Lepiceridae Hinton，1936)；球甲总科(Sphaeriusoidea Erichson，1845)下分为淘甲科(Torridincolidae Steffan，1964)，球甲科(Sphaeriusidae Erichson，1845)，水缨甲科(Hydroscaphidae LeConte，1874)。

## 2 分子生物学在鞘翅目高级阶元中的应用

随着分子生物学的发展，分子生物学技术也广泛应用于鞘翅目系统学研究中，为解决高级阶元系统发育的研究提供了极为有力的途径。目前，应用于鞘翅目高级阶元分子系统学研究的方法主要有核酸序列分析(DNA sequence analysis)，该方法主要通过测定核糖体 DNA 及线粒体 DNA 序列来比较不同昆虫类群个体间核苷酸顺序的差异，建立分子系统发育树，据此来推断不同类群之间的演化关系。

目前，已对许多鞘翅目昆虫核基因组中的核糖体 DNA(rDNA)及线粒体 DNA(mtDNA)进行了序列测定，并进行了相应的系统发育分析。截止到 2012 年 12 月，GenBank 上共提交了鞘翅目昆虫 238 504 条 DNA 序列，来自于 15 660 种，其中大部分的数据用于系统分析。很多属级水平以下系统关系的研究主要基于进化速率比较快的核基因和线粒体基因，特别是 EF-1$\alpha$，ITS，COI，COII，Cytb，ND5 和 16S rRNA 基因等。高级阶元族级以上系统发育关系的研究主要基于进化速率较慢的基因(如：18S rRNA 和 28S rRNA 基因)，然而，由于不同基因自身的局限性，对于高级阶元系统发育关系的重建一般应用不同进化速率基因的联合数据进行分析。

## 3 鞘翅目亚目阶元的分子系统发育研究

目前关于鞘翅目 4 个亚目之间的系统发育关系尚无明确的定论。很多学者基于形态特征提出了不同的见解：

(1)((Archostemata + Adephaga) + (Myxophaga + Polyphaga))：多食亚目和藻食亚目互为姊妹群，肉食亚目和原鞘亚目互为姊妹群。该假说主要是 Baehr(1979)根据前胸的骨骼和肌肉的形态提出；Lawrence 等(2011)基于成虫和幼虫的 516 个形态特征，对鞘翅目 359 个分类单元进行支序分析，其结果也支持该假说(Baehr，1979；Lawrence *et al.*，2011)。

(2)(Polyphaga + (Archostemata + (Myxophaga + Adephaga)))：多食亚目和藻食亚目互为姊妹群，两者和原鞘亚目形成姊妹群，多食亚目在系统树的基部，最为原始。该假说主要是依据甲虫后翅的形态结构提出的(Kukalová-Peck and Lawrence，1993；2004)。

(3)(Archostemata + (Adephaga + (Myxophaga + Polyphaga)))：即藻食亚目和多食亚目互为姊妹群，两者形成的进化枝与肉食亚目形成姊妹群，原鞘亚目最为原始，在系统树的基部。支持该理论的论点主要是藻食亚目和多食亚目幼虫的足节数减少以及多食亚目和肉食亚目的胸部肌肉组织及其相关联结构的连接排列方式，该假说是目前为止基于形态特征研究最具有说服力的假说(Crowson，1955，1960；Beutel，1997；Beutel and Haas，2000；Beutel and Leschen，2005；Hughes，2006)。

Howland 和 Hewitt(1995)最早用分子技术解决鞘翅目高级阶元系统发育关系，该研究基于 COI 基因(400 bp)对鞘翅目 15 科 37 种进行了研究，结果表明步甲科(Carabidae)(代表肉食亚目)是一个单系，但是该研究的其他类群都没有得到很好的解决，可能是因为选材有限及 COI 基因变异太快(COI 基因在科间的变异率为 27%)。Shull 等(2001)基于 18S rRNA 对多食亚目科级系统关系进行研究，该研究也讨论了鞘翅目 4 个亚目之间的系统关系。结果表明肉食亚目不是一个单系，分化为陆生类群和水生类群两个进化枝，并指出水生甲虫为一次起源，但没有解决粗水虫科(Trachypachidae)的位置；此外，该研究表明多食亚目和肉食亚目为姊妹群，但是支持率不高，藻食亚

目及原鞘亚目在系统树的基部。Caterino 等(2002)基于18S rDNA 基因对鞘翅目4 个亚目25 科的系统关系作了较为全面的研究。该研究第一次提出了与基于形态学提出的所有假说不同的另外一种假说(Archostemata + Myxophaga) + (Adephaga + Polyphaga))),并且指出多食亚目和藻食亚目是并系。Hunt 等(2007)基于3 个基因片段(COI, 16S rRNA 和18S rRNA 基因)对鞘翅目高级阶元系统发育进行了全面分析，材料覆盖鞘翅目4 个亚目，所有系的80%科及60%亚科的1 888 个分类单元，另外，该研究还选择了340 个分类单元对于亚科及以上阶元系统关系及分歧时间进行分析，并对一些陆生甲虫到水生甲虫的变迁及甲虫食性分化进行了分析，该研究的结果表明，4 个亚目的系统发育关系与Caterino 等(2002)的研究结果一致；肉食亚目分为水生类群和陆生类群两个进化枝，并且支持从陆生到水生一次转移的结论；生活方式转移方面表现为食藻类甲虫较为原始，其次为食肉类甲虫，而植食性甲虫最为进化。Hunt 和Vogler(2008)基于18S rRNA 基因大规模序列对鞘翅目系统发育进行分析，该分析包括多食亚目18 个总科125 个科及另外的3 个亚目的种类，该研究结果支持鞘翅目的单系性，其4 个亚目的关系与Hunt 等(2007)一致，支持多食亚目水生类群和陆生类群的单系性，多食亚目5 个系关系复杂，仅扁甲系的单系性得到了验证。Song 等(2010)基于31 个线粒体全基因组(内群为鞘翅目24 个种，分别取自于鞘翅目的4 个亚目)探究碱基组成的异质性及位点间速率的异质性对构建系统发育树造成的影响，该研究结果表明这两个方面都会影响系统树的拓扑结构及支持率，考虑到这两个因素对系统树的影响的分析策略表明4 个亚目之间的系统关系为：((Myxophaga + Adephaga) + (Archostemata + Polyphaga))。Pon 等(2010)基于线粒体全基因组对鞘翅目15 个种(除了原鞘亚目只有一个种之外，其他3 个亚目都有两个以上代表种)进行分子系统发育树重建，其研究结果表明，肉食亚目和藻食亚目形成姊妹群，位于系统树的基部，原鞘亚目与多食亚目形成姊妹群，这与Fedorenko(2009)基于后翅折叠的研究结果相符，该研究还指出肉食亚目和藻食亚目核苷酸的进化速率慢于后两个亚目，这与多数人认为原鞘亚目最为原始的观点不同。

综上所述，基于分子的数据所提出鞘翅目亚目间的系统发育关系的假说主要有以下几个：(1)(Archostemata + (Myxophaga + (Adephaga + Polyphaga)))：肉食亚目和多食亚目互为姊妹群，藻食亚目和它们形成的进化枝形成姊妹群，原鞘亚目在系统树的基部，最为原始(Shull *et al*., 2001; Vogler, 2005)；(2)((Archostemata + Myxophaga) + (Adephaga + Polyphaga))：肉食亚目和多食亚目互为姊妹群，藻食亚目和原鞘亚目形成姊妹群，原鞘亚目在系统树的基部(Caterino *et al*., 2002; Hunt *et al*., 2007; Hunt and Vogler, 2008; Maddison *et al*., 2009)；(3)((Myxophaga + Adephaga) + (Archostemata + Polyphaga))：肉食亚目和藻食亚目形成姊妹群，原鞘亚目与多食亚目形成姊妹群，藻食亚目在系统树的基部(Song *et al*., 2010; Pon *et al*., 2010)。从这几种假说来看多数分子结果都支持多食亚目最为进化，而其他3 个亚目的系统地位还没有确定，原鞘亚目的系统地位变化比较大，主要焦点为原鞘亚目是否是最原始的类群，该3 个亚目种类相对较少，用于研究分子系统发育树的材料较少，尚缺少说服力，还需这3 个亚目的标本得到充分增加时，并且增加合适的分子标记，才能得出相应合理的结果。

## 4 鞘翅目亚目内高级阶元的分子系统发育研究

随着分子生物技术的不断成熟和广泛应用，鞘翅目亚科级以上阶元分子系统发育的研究也越来越多。基于分子的结果，原鞘亚目科级内的系统由于种类数量少，研究的相对比较少，即使在Hunt 等(2007)的研究中，该亚目仅选了长扁甲科的一个种类，因此其单系性并没有定论。基于分子标记的藻食亚目高级阶元的研究相对比较完善，对该亚目的3 个科(淘甲科，球甲科，水缨甲科)进行了分析，结果表明该亚目为单系，并且淘甲科和水缨甲科互为姊妹群(Hunt *et al*., 2007)。

肉食亚目内高级阶元的分子系统的研究相对完善。肉食亚目内系统关系的研究一方面聚焦于陆生类群和水生类群的系统关系，另一方面探究两个类群如何演化发展的及类群内的亲缘关系。多数分子研究结果表明，肉食亚目分化为陆生类群和水生类群两个独立的进化枝，并指出水生甲虫由陆生到水生为一次起源，这与以前水生甲虫的3 次起源[豉甲科(Gyrinidae)第一次入侵，随后是沼梭科(Haliplidae)，最后是龙虱科(Dytiscidae)]明显不同(Beutel, 1995; Shull *et al*., 2001; Ribera *et al*.,

2002；Hunt *et al.*，2007），而粗水虫科的系统地位还不确定，但分子结果指出该科与龙虱科的亲缘关系较远，相反在多数的分子分析结果中，该科与陆生类甲虫聚为一个进化枝（Maddison *et al.*，2009）。在水生甲虫进化枝内，豉甲科、水甲科、沼梭科、小粒龙虱科（Noteridae）、两栖甲科（Amphizoidae）、龙虱科（Dytiscidae）和水甲科（Hygrobiidae）组成的进化枝为单系，其中豉甲科最为原始，在系统树的基部，沼梭科其次。类群最大的水生甲虫龙虱科中的水龙虱亚科（Hydroporinae）和该科的其他亚科组成两个大的进化枝；切眼龙虱亚科（Colymbetinae）为并系，该亚科的有些种类与 Lancetinae 亚科和 Coptotominae 亚科聚为一起，表现为与龙虱亚科 Colymbetini 族的亲缘关系近于与 Agabini 族的亲缘关系；粒龙虱亚科（Laccophilinae）的位置不定（Shull *et al.*，2001；Ribera *et al.*，2002；Hunt *et al.*，2007）。

多食亚目是鞘翅目最大的类群。近年来分子生物学已广泛应用于该亚目不同阶元的研究，其高级阶元的系统学研究也越来越深入和全面。很多分子分析的结果表明多食亚目为单系（Caterino *et al.*，2002；Hunt *et al.*，2007；Maddison *et al.*，2009）。基于分子生物学手段，多食亚目 5 个系中只有金龟系（Scarabaeiformia）和扁甲系（Cucujiformia）单系性得到很好的支持，隐翅系（Staphyliniformia）、长蠹系（Bostrichiformia）和叩甲系（Elateriformia）都为并系，而这 5 个系之间的分子系统发育关系至今还没有得到较好的解决。分子分析结果表明：Decliniidae、沼甲科（Scirtidae）、伪郭公虫科（Derodontidae）、圆花蚤科（Eucinetidae）和拳甲科（Clambidae）5 个科在多食亚目的基部（Hunt *et al.*，2007）。金龟系为单系，并且与隐翅虫系没有解决的一些类群聚在一起，这说明金龟系与隐翅虫的关系较近，这与基于形态学证据得到的结论一致（Crowson，1960；Kukalová-Peck and Lawrence，1993；Caterino *et al.*，2005）。扁甲系是多食亚目中种类最多的系，囊括了所有甲虫一半以上的种类，包括 90 多个科。分子系统学分析结果以很高的支持率支持该系为单系，在该系的 7 个总科中，筒蠹总科与拟步甲总科聚为一支，并且在拟步甲进化枝的基部，说明两个总科的关系较近；当郭公总科加上毛蕈甲科和小花甲科（这两个科传统上归为扁甲总科）时也构成单系，虽然这两个科传统上被归为扁甲总科，但是其生殖器特征与郭公总科很像。扁甲总科为复系，除了姬蕈甲科（Sphindidae）外，该总科其余科与象甲总科和叶甲总科形成单系。叶甲总科和象甲总科两个大的植食性甲虫类群为单系并互为姊妹群（Farrell，1998；Hunt *et al.*，2007）。在叩甲系内，广义叩甲总科（叩甲总科和花萤总科）为单系，并与 Omethinae 和邻筒蠹科（Telegeusidae）一起位于叩甲系的基部；花甲总科和吉丁总科为单系、丸甲总科为并系（其所研究类群分布于丸甲总科和泥甲总科的进化枝里），丸甲总科的位置不确定，而拳蕈甲总科（Scirtoidea）明显和该系的其他总科不同，聚在叩甲系的外面（Hunt *et al.*，2007；Timmermans and Vogler，2012）。基于分子数据，软鞘类甲虫为多次起源，并不局限于花萤总科，且分子数据也不支持具有扣甲机制的隐唇叩甲科（Eucnemidae）、粗角叩甲科（Trixagidae）和叩甲科（Elateridae）为近缘类群。光萤科（Phengodidae）和雌光萤科（Rhagophthalmidae）的系统关系不太确定，Bocakova 等（2007）支持这两个科为并系，而 Kundrata 和 Bocak（2011）支持这两个科为单系，且关系近缘。花萤科（Cantharidae）和萤科（Lampyridae）关系近缘，但其单系性还不能确定；雌光萤科在叩甲总科的基部（支持率不高）。Bocakova 等（2007）认为其身体柔软、幼态延续，身体发光为多次起源，而具有这类特征的鞘翅目的类群有近缘的倾向。

## 5 基于分子钟的鞘翅目高级阶元分歧时间的估算

自 Zuckerkandl 和 Pauling（1965）提出了分子钟假说以来，分子钟在分子进化中的应用越来越广泛，是分子进化研究中的重要工具。在利用分子钟来校正物种的分歧时间时，如果能得到有关分类阶元的化石，则可以较为准确地估算物种的分歧时间。然而由于化石、地质信息或生物地理信息资源的缺乏，很多研究都依靠标准的线粒体种间分歧时间（1.15% $MY^{-1}$）来估算进化速率。随着全线粒体基因组的发展和成熟，使利用全线粒体全部的蛋白编码序列来估算分歧时间成为可能，这将会使分子钟对物种进化时间的估算更为准确。鞘翅目由于其形态多样性、生态多样性及行为多样性吸引了很多的分类学家和生物学家利用分子钟对其重建的系统发育树进行时间校正，试图更为准确地探究鞘翅目起源的时间（Farrell，1998；Hunt *et al.*，2007）。对于鞘翅目高级阶元分歧时间研究较为全面的是 Hunt 等（2007），该研究选用了 340 个分类单元，基

于分子数据和 7 个科的化石的联合数据对鞘翅目高级阶元的分歧时间进行了估算，分析结果表明系统树末端各分类单元的变化速率为 0.048 ~ 0.068 $MY^{-1}$，该速率稍小于被子植物的变化速率（0.077 $MY^{-1}$）。Pons 等（2010）基于 15 个鞘翅目种类的全线粒体，推算出在鞘翅目亚目级的全线粒体核苷酸蛋白编码基因的进化速率为 1.34% $MY^{-1}$，这与进化标准的分子进化速率 1.15% $MY^{-1}$ 比较接近。根据这一进化速率，多食亚目和原鞘亚目的进化速率是肉食亚目和藻食亚目的 2 倍多（前两者是 1.03% $MY^{-1}$，后两者为 0.53% $MY^{-1}$），该研究指出对于甲虫来说 COI 基因的进化速率可能不适合高级阶元的时间校正，因为 COI 基因的第 1 和第 2 密码子的替代速率远远低于第 3 密码子的替代速率，而 ND2，ND4 和 ND5 基因更适合，因其 3 个密码子的替代速率比较均衡。

## 6 问题及展望

虽然基于分子生物学方法解决鞘翅目高级阶元的文章越来越多，对于鞘翅目高级阶元的研究做出了很大的贡献，并且提出了不同于基于形态学研究的假说。但是，鞘翅目高级阶元分子系统发育学的研究还不够成熟和完善，还存在一些问题。主要表现为：

（1）材料选择有限且不均衡。鞘翅目多样性高，已描述的甲虫种类超过 36 万多种，但是大部分的种类都保存为干制标本，无法用于分子实验，因此材料的利用率比较受限制。另外，研究标本选取不均衡：有的类群材料选择太集中，比如，在 GenBank 上鞘翅目步甲科（Carabidae）大步甲属 *Carabus* 有 400 多个种及亚种基因序列；而有些类群的选材比较有限甚至没有，比如多食亚目的很多主要的科未被研究。目前，鞘翅目高级阶元分子系统发育研究选材最多的是 Hunt 等（2007），共选择了约 1 900 种，但有些关键节点类群的选择还是不够充分，比如原鞘亚目只选了长扁甲科的一个种类。选材的均衡性是建立合理的鞘翅目高级阶元系统关系的先决条件，合理完善的样本选择也有利于改善基于 18S rRNA 基因带来的问题。

（2）用于高级阶元的基因片段不合适及单一性。比如，Howland 和 Hewitt（1995）在研究鞘翅目高级阶元的系统发育时选用了 COI 基因，而 COI 基因的进化速率太快以至于不能很好地解决高级阶元的系统发育关系。大部分高级阶元系统发育关系的研究都是基于 18S rRNA，基于该基因能够得到合理而有意义的高级阶元的系统发育关系，并且一些进化枝能够得到很高的支持率。虽然 18S rRNA 基因分子标记已广泛应用于高级阶元系统发育关系的研究，但其也存在一些局限性。一方面表现为不同类群之间，该基因的总长度及末端的变异率不一样，比如：长小蠹科（Platypodidae）和一些小蠹科（Scolytidae）的类群与其近缘类群象甲科的 18S rRNA 基因有几百个碱基的差异。并且在这些类群的 18S rRNA 基因的长度保守区域也与它们的近缘类群有高度分歧，因此该保守区由速率变异所导致的系统重建问题高于高变区所导致的此类问题。这种情况如果只去掉高变区来构建系统树所得到的结果不会解决保守区速率不同所带来的问题及长枝吸引现象。另外，18S rRNA 基因表现为极端的位点对位点速率变异（site to site rate variation）、大比例的不变位点及核苷酸组成的偏好性（在一些步甲科类群中，V4 高变区 AT 含量为 80%，而阎甲科的类群只有 20%）。

在重建鞘翅目高级阶元系统发育关系时不能只采用单个基因，应增加其他基因并且合理地联合使用不同进化速率的基因。近年来，联合使用多个基因构建不同的系统树，是改善分子系统发育树的一个很重要的策略，多基因不仅包含的信息位点多，而且可以相互弥补单个基因建树所造成的缺陷。现在应用比较广泛的是联合不同进化速率的多个基因，比如利用进化速率较慢的 28S rRNA 和 18S rRNA 基因联合进化速率相对较快的 COI 和 16S rRNA 基因进行高级阶元系统的分析。前者对于高级阶元系统树的构建起主导作用，而后者对于属级以下类群的分类起主导作用，这样基于不同进化速率构建的系统树会更合理。另外，随着第二代测序技术的成熟和广泛应用，使利用全基因组或全线粒体基因组来解决鞘翅目高级阶元的研究成为可能，实际上一些学者正在进行这方面的工作，相信这一技术的应用会对鞘翅目高级阶元系统发育的研究提出新的更合理的见解。

（3）对于一些关键节点的研究还不够。目前，鞘翅目高级阶元分子系统发育的研究还不完善，一些关键类群的系统发育关系还没有得到很好的解决。由于标本缺少，原鞘亚目和藻食亚目的位置还不太确定，目前 4 个亚目的位置关系之所以如此多样化与这两个亚目分类单元的代表性有一定的关

系。肉食亚目粗水虫科的位置虽然大部分分子结果都支持它属于陆生类群，但是仍不被大家所认同。另外，该亚目水生类群的起源次数也应通过多种方法相结合进一步地核实验证。基于分子手段，对多食亚目这个最大的类群高级阶元的研究还有很多方面值得深入研究。除了金龟系和扁甲系之外各系的系统地位、植食性甲虫(象甲总科和叶甲总科)之间的系统地位及沼甲总科和伪郭公虫总科的系统地位等有待进一步研究；另外，对于水生甲虫和陆生甲虫的演化关系的研究也比较欠缺。在多食亚目中水龟总科和丸甲科包含了大部分的水生甲虫，基于分子手段对这两个类群的研究还处于初级阶段，根据Hunt 等(2007)的研究，多食亚目甲虫的生活习性从陆生到水生的转移发生了至少 10 次，这一结论没有得到普遍认可。

分子手段在解决鞘翅目高级阶元系统关系上具有很多优点，但也存在很多不足，其优越性的发挥依赖于传统分类的研究状况，分子分类只有在传统分类达到一定的成熟阶段的基础上才能给出较为准确而合理的答案，因此只有两种方法的合理结合才能得到更为准确的鞘翅目系统发育关系分析。

## 参考文献（References）


Baehr M, 1979. Vergleichende Untersuchungen am Skellett und an der Coxalmuskulatur des Prothorax der Coleoptera. Ein Beitrag zur Klärung der phylogenetischen Beziehungen der Adephaga (Coleoptera, Insecta). *Zoologica*, 44: 1 – 76.

Beutel RG, 1995. The Adephaga (Coleoptera): Phylogeny and evolutionary history. In: Pakaluk J, Slipinski SA eds. Biology, Phylogeny, and Classification of Coleoptera: Papers Celebrating the 80th Birthday of Roy A. Crowson. Muzeum i Instytut Zoologii PAN, Warsaw. 173 – 217.

Beutel RG, 1997. Über Phylogenese und Evolution der Coleoptera (Insecta), insbesondere der Adephaga. *Verh. Naturwiss. Ver. Ham-burg (NF)*, 31: 1 – 64.

Beutel RG, Haas F, 2000. Phylogenetic relationships of the suborders of Coleoptera (Insecta). *Cladistics*, 16: 103 – 141.

Beutel RG, Leschen RAB, 2005. Coleoptera, beetles. Volume 1: Morphology and systematics (Archostemata, Adephaga, Myxophaga, Polyphaga partim). In: Beutel RG, Kristensen NP eds. Handbuch der Zoologie/Handbook of Zoology. Walter de Gruyter, Berlin and New York. 23 – 551.

Bocakova M, Bocak L, Hunt T, Teraväinen M, Vogler AP, 2007. Molecular phylogenetics of Elateriformia (Coleoptera): evolution of bioluminescence and neoteny. *Cladistics*, 23: 477 – 496.

Bouchard P, Bousquet Y, Davies AE, Alonso-Zarazaga MA, Lawrence JF, Lyal CHC, Newton AF, Reid CAM, Schmitt M, Ślipiński SA, Smith ABT, 2011. Family-group names in Coleoptera (Insecta). *ZooKeys*, 88: 1 – 972.

Bouchard P, Grebennikov VV, Smith ABT, Douglas H, 2009. Biodiversity of Coleoptera. In: Foottit RG, Adler PH eds. Insect Biodiversity: Science and Society. Blackwell Publishing, Oxford. 265 – 301.

Caterino MS, Hunt T, Vogler AP, 2005. On the constitution and phylogeny of Staphyliniformia (Insecta: Coleoptera). *Molecular Phylogenetics Evolution*, 34: 655 – 672.

Caterino MS, Shull VL, Hammond PM, Vogler AP, 2002. Basal relationships of Coleoptera inferred from 18S rDNA sequences. *Zoologica Scripta*, 31: 41 – 49.

Crowson RA, 1955. The Natural Classification of the Families of Coleoptera. Nathaniel Lloyd, London. 1 – 187.

Crowson RA, 1960. The phylogeny of Coleoptera. *Annual Review of Entomology*, 5: 111 – 134.

Crowson RA, 1981. The Biology of the Coleoptera. Academic Press, London.

Farrell BD, 1998. "Inordinate fondness" explained: why are there so many beetles? *Science*, 281: 555 – 559.

Fedorenko DN, 2009. Evolution of the Beetle Hind Wing, with Special Reference to Folding (Insecta, Coleoptera). Pensoft Publishers, Sofia. 336 pp.

Hammond PM, 1994. Practical approaches to the estimation of the extent of biodiversity in species groups. *Philosophical Transactions of the Royal Society B*, 345: 119 – 136.

Howland D, Hewit G, 1995. Phylogeny of the Coleoptera based on mitochondrial cytochrome oxidase I sequence data. *Insect Molecular Biology*, 4: 203 – 215.

Hughes J, Longhorn SJ, Papadopoulou A, Theodorides K, De Riva A, Mejia-Chang M, Foster PG, Vogler AP, 2006. Dense taxonomic EST sampling and its applications for molecular systematics of the Coleoptera (beetles). *Molecular Biology and Evolution*, 23: 268 – 278.

Hunt T, Bergsten J, Levkanicova Z, Papadopoulou A, John OS, Wild R, Hammond PM, Ahrens D, Balke M, Caterino MS, Gómez-Zurita J, Ribera I, Barraclougn T, Bocakova M, Bocak L, Vogler AP, 2007. A comprehensive phylogeny of beetles reveals the evolutionary origins of a superradiation. *Science*, 318: 1913 – 1916.

Hunt T, Vogler AP, 2008. A protocol for large-scale rRNA sequence analysis: towards a detailed phylogeny of Coleoptera. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 47: 289 – 301.

Kukalová-Peck J, Lawrence JF, 1993. Evolution of the hind wing in Coleoptera. *Canadian Entomologist*, 125: 181 – 258.

Kukalová-Peck J, Lawrence JF, 2004. Relationships among coleopteran suborders and major endoneopteran lineages: evidence from hind wing characters. *European Journal of Entomology*, 101: 95 – 144.

Kundrata R, Bocak L, 2011. The phylogeny and limits of Elateridae (Insecta, Coleoptera): is there a common tendency of click beetles to soft-bodiedness and neoteny? *Zoologica Scripta*, 40, 364 – 378.

Lawrence JF, Newton AF, 1982. Evolution and classification of beetles. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 13: 261 – 290.

Lawrence JF, Newton AF, 1995. Families and subfamilies of Coleoptera

(with selected genera, notes, references and data on family-group names. In: Pakaluk J, Slipinski SA eds. Biology, Phylogeny, and Classification of Coleoptera: Papers Celebrating the 80th Birthday of Roy A. Crowson. Museum i Instytut Zoologii PAN, Warzawa. 779 – 1066.

Lawrence JF, Ślipiński A, Seago AE, Thayer MK, Newton AF, Marvaldi AE, 2011. Phylogeny of the Coleoptera based on morphological characters of adults and larvae. *Annales Zoologici* (*Warsazawa*), 61: 1 – 217.

Maddison DR, Moore W, Baker MD, Ellis TM, Ober KA, Cannone JJ, Gutell RR, 2009. Monophyly of terrestrial adephagan beetles as indicated by three nuclear genes (Coleoptera: Carabidae and Trachypachidae). *Zoologica Scripta*, 38: 43 – 62.

Marvaldi AE, Duckett CN, Kjer KM, Gillespie JJ, 2009. Structural alignment of 18S and 28S rDNA sequences provides insights into phylogeny of Phytophaga (Coleoptera: Curculionoidea and Chrysomeloidea). *Zoologica Scripta*, 38: 63 – 77.

∅degaard F, 2000. How many species of arthropods? Erwin's estimate revised. *Biological Journal of the Linnean Society*, 71: 583 – 597.

Pons J, Ribera I, Bertranpetit J, Balke M, 2010. Nucleotide substitution rates for the full set of mitochondrial protein-coding genes in Coleoptera. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 56: 796 – 807.

Ribera I, Hogan JE, Vogler AP, 2002. Phylogeny of hydradephagan water beetles inferred from 18S rRNA sequences. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 23: 43 – 62.

Shull VL, Vogler AP, Baker MD, Maddison DR, Hammond PM, 2001. Sequence alignment of 18S ribosomal RNA and the basal relationships of adephagan beetles: evidence for monophyly of aquatic families and the placement of Trachypachidae. *Systematic Biology*, 50: 945.

Song H, Sheffield NC, Cameron SL, Miller KB, Whiting MF, 2010. When phylogenetic assumptions are violated: base compositional heterogeneity and among-site rate variation in beetle mitochondrial phylogenomics. *Systematic Entomology*, 35: 429 – 448.

Timmermans M, Vogler AP, 2012. Phylogenetically informative rearrangements in mitochondrial genomes of Coleoptera, and monophyly of aquatic Elateriform beetles (Dryopoidea). *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 63: 299 – 304.

Vogler AP, Cardoso A, Barraclough TG, 2005. Exploring rate variation among and within sites in a densely sampled tree: species level phylogenetics of North American tiger beetles (genus *Cicindela*). *Systematic Biology*, 54: 4 – 20.

Zuckerkandl E, Pauling L, 1965. Evolutionary divergence and convergence in proteins. In: Bryson V, Vogel HJ eds. Evolving Genes and Proteins. Academic Press, New York. 97 – 165.

(责任编辑：袁德成)